

Поток биомассы и незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из воды на сушу при вылете хирономид из горного озера

Е. В. БОРИСОВА¹, О. Н. МАХУТОВА², М. И. ГЛАДЫШЕВ^{1,2}, Н. Н. СУЩИК^{1,2}

¹ Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

² Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 50
E-mail: labehe@ibp.ru

Статья поступила 24.10.15

Принята к печати 07.12.15

АННОТАЦИЯ

Определены таксономический состав, сезонная динамика и интенсивность вылета имаго комаров-звонцов (сем. Chironomidae) из горного олиготрофного оз. Ойское (Западный Саян, Южная Сибирь). Величина годового вылета имаго хирономид составила в среднем 0,42 г сырой массы/м² акватории и оказалась близка к величине потенциального вылета, рассчитанной на основании измерений продукции зообентоса. Впервые проведен сравнительный анализ жирнокислотного состава и содержания незаменимых ω-3 полиненасыщенных кислот (ПНЖК) у личинок и имаго хирономид. Содержание ПНЖК на единицу сырой массы имаго достоверно превышало таковое у личинок более чем в 7 раз. Поток ПНЖК с единицы площади акватории с вылетом имаго хирономид составил 1,752 мг/м² в год, что меньше средней глобальной оценки для амфибионтных насекомых более чем в 10 раз. Расчеты показали, что величина потока ПНЖК за счет вылета хирономид на единицу площади суши изученного горного участка крайне низка по сравнению с другими ландшафтами, за исключением прибрежной части территории шириной 15 м, в которой поток ПНЖК сопоставим с таковым в продуктивных ландшафтах.

Ключевые слова: вылет амфибионтных насекомых, Chironomidae, горный ландшафт, полиненасыщенные жирные кислоты, биогенные потоки вещества “вода–суша”.

В настоящее время перенос общего органического вещества и биогенных элементов через границу вода/суша считается одним из ключевых процессов взаимодействия между водными и наземными экосистемами в различных экологических ландшафтах [Baaxter et al., 2005; Richardson et al., 2010]. Согласно

глобальным оценкам и обзорам литературы, вылет имаго амфибионтных насекомых представляет собой основную часть от общего потока органического вещества, производимого в пресноводных экосистемах и попадающего в наземные трофические сети [Vander Zanden, Gratton, 2011; Bartels et al., 2012].

Биомасса вылетающих водных насекомых может составлять значительную долю рациона наземных консументов, обитающих в прибрежной полосе, таких как членистоногие, ящерицы, летучие мыши, насекомоядные птицы [Nakano, Murakami, 2001; Sabo, Power, 2002; Reimer et al., 2010; Stenroth et al., 2015].

Наряду с существенным количественным вкладом в поток органического углерода и энергии, имаго вылетающих насекомых представляют собой также источник незаменимых биохимических компонентов питания для наземных животных [Gladyshev et al., 2009, 2013]. Такими незаменимыми биохимическими компонентами являются длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты семейства ω -3. Как известно, эти вещества, а именно эйкозапентаеновая ($20:5n-3$, ЭПК) и докозагексаеновая ($22:6n-3$, ДГК) кислоты, не могут синтезироваться *de novo*, однако необходимы для функционирования сердечно-сосудистой, нервной и иммунной систем консументов разных уровней организации, включая человека [Lands, 2009]. Из всех организмов к синтезу больших количеств ЭПК и ДГК способны только некоторые виды водорослей (диатомеи, перидинеи, криптофиты), поэтому водные экосистемы играют уникальную роль в биосфере, являясь основным источником ЭПК и ДГК для большинства животных, в том числе для всеядных обитателей суши, включая человека [Gladyshev et al., 2009].

Как известно, наземные насекомые не содержат или имеют крайне малые величины содержания длинноцепочечных ω -3 ЭПК и ДГК в биомассе [Stanley-Samuelson et al., 1988; Fontaneto et al., 2011; Rumpold, Schluter, 2013]. В отличие от них, практически все изученные амфибионтные насекомые характеризуются высоким содержанием ЭПК, которую они накапливают на личиночной стадии, получая от микроводорослей по водным трофическим цепям [Gladyshev et al., 2009, 2011a; Sushchik et al., 2013].

Ранее нами впервые оценены глобальные потоки ЭПК и ДГК из водных экосистем в наземные [Gladyshev et al., 2009], и установлено, что вылет имаго амфибионтных насекомых из внутренних водоемов и эстуариев на сушу является одним из основных пото-

ков в глобальном экспорте этих незаменимых биохимических компонентов, составляющим $240 \cdot 10^6$ кг в год. Вместе с тем очевидно, что обобщенные глобальные оценки не учитывают существенной вариабельности разных ландшафтов (биомов), и, соответственно, специфичности потоков ЭПК и ДГК на сушу. Поэтому глобальные предварительные расчеты должны быть дополнены и проверены практическими оценками потоков ПНЖК на сушу в различных биомах и ландшафтах.

Большинство исследований, в которых определены продукция бентосных сообществ и потоки вещества с вылетом амфибионтных насекомых, выполнено на водотоках – реках и ручьях [Bartels et al., 2012; Muehlbauer et al., 2014]. В связи с морфологическими особенностями водотоков (колебания уровня воды, отсутствие четкой береговой линии) характеристики потоков, связывающих водные и наземные экосистемы, зачастую выражаются на единицу площади водотока, а не на единицу площади прилегающей суши [Vander Zanden, Gratton, 2011]. Однако за счет существенно большей площади водной поверхности потенциал лентических водных систем как источника биомассы амфибионтных насекомых, прибывающей на единицу площади суши, может оказаться заметно больше по сравнению с таковым ручьев и рек [Gratton, Vander Zanden, 2009]. Кроме того, что оценки вылета амфибионтных насекомых из лентических экосистем малочисленны, подавляющее большинство из них выполнены в низменных ландшафтах, а именно в водно-болотных угодьях (ветландах) умеренного и субтропического климата или в тундре [MacKenzie, Kaster, 2004; MacKenzie, 2005; Dreyer et al., 2012]. В таких местообитаниях преобладают временные водоемы, которые, по некоторым оценкам, менее продуктивны, чем постоянные [Lundstrom et al., 2010]. Вместе с тем ландшафты, например в горных и предгорных районах, где преобладают постоянные лентические системы – озера, остаются практически неизученными.

Согласно исследованиям многих горных экосистем, прежде всего ручьев и рек, основу продукции бентосных сообществ составляют личинки насекомых, относящихся к отряду Diptera, сем. Chironomidae [Maiolini et al., 2006; Scheibler et al., 2014]. Подобно сообще-

ствам горных водотоков, бентос некоторых горных озер также представлен в основном фауной хирономид. Так, в озере Ойское, крупном высокогорном водоеме, расположенном в межгорной котловине гор Западного Саяна (Южная Сибирь, Россия), вклад хирономид в продукцию макрозообентоса достигает 68 % [Zuev et al., 2012].

Таким образом, цель настоящего исследования – определение экспорта общего органического вещества и незаменимых ЭПК и ДГК на сушу за счет вылета амфибионтных насекомых, а именно комаров-звонцов сем. Chironomidae, из горного оз. Ойское (горный массив Западный Саян). Сформулированы следующие конкретные задачи: 1) определить сезонную динамику суточного вылета имаго хирономид и рассчитать суммарный годовой вылет данной группы с единицы площади водоема; 2) определить границы прилегающей наземной территории, соответствующей потенциальной дальности разлета имаго хирономид и оценить величину экспорта биомассы хирономид, приходящейся на единицу площади суши; 3) выполнить сравнительный анализ содержания ЭПК и ДГК в личинках и имаго комаров-звонцов и определить величины экспорта ЭПК и ДГК с единицы площади акватории на единицу площади суши в исследуемом регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. Исследования выполняли на оз. Ойское (52°50'28" с. ш., 93°14'46" в. д.), расположенном в горном массиве Западный Саян на высоте 1416 м над ур. м. Характеристики водоема и прилегающего района подробно описаны в работах [Ivanova et al., 2014; Anishchenko et al., 2015]. Климат и растительность исследованного района соответствуют горно-таежному поясу. Озеро находится в горной долине, имеет собственную водосборную территорию (рис. 1). Период открытой воды на озере длится с конца мая по I–II декады октября. Максимальная глубина озера составляет 21 м, средняя глубина – 8 м, площадь водного зеркала – 522 121 м². Озеро является олиготрофным и характеризуется низкими значениями биомассы и продукции фитопланктона. Вместе с тем основной

вклад в валовую первичную продукцию вносит высшая водная растительность, развивающаяся на обширной литоральной части озера [Ivanova et al., 2014].

В соответствии с различным типом грунтов в пределах акватории озера выделено три биотопа (см. рис. 1). В северной мелководной, а также в центральной глубинной частях дно покрыто мощными иловыми отложениями (ст. 1). В местах впадения ручьев дно покрывают наносы крупнозернистого песка (ст. 2). В южной и центральной частях озера грунты представлены заиленными валунами, мелким щебнем, галькой (ст. 3). Участки с различными типами грунта картировали с привязкой к координатам с помощью GPS. Площадь, занимаемая каждым из трех биотопов, затем рассчитывалась по спутниковым снимкам Google Earth (<https://www.google.ru/maps>) с использованием программы ImageJ 1.46.

Сбор проб. Оценка выхлода имаго хирономид проводилась с помощью полупогруженных конусообразных сетчатых ловушек [Rosenberg et al., 1980; Демина и др., 2009] с модифицированным съемным сборником-накопителем для выплодившихся имаго. Ловушки закрепляли грузами на дне, оснащали эластичными поводками и полиэтиленовым поплавком, что позволяло сохранять их вертикальную ориентацию при ветре и волнениях. Площадь подводного конуса ловушки составляла 0,28 м², высота – 0,5 м.

Установлено шесть ловушек на литорали (на глубинах до 1 м) трех станций (см. рис. 1). Учеты выхлода имаго хирономид с помощью ловушек проводили в 2012–2014 гг. со второй декады июня до последней декады августа в шесть этапов длительностью по 6–14 дней: 15–20 июня 2012 г., 16–29 августа 2012 г., 16–21 июня 2013 г., 21–28 июля 2013 г., 4–15 июля 2014 г. и 2–13 августа 2014 г. Общее время постановки ловушек составило 58 дней. Окрылившихся имаго из ловушек изымали раз в двое суток. При отборе проб съемный сборник заменялся на новый, а изъятие имаго хирономид производилось в лабораторных условиях, что позволило избежать потерь при манипуляциях. Рассчитывали средние значения количества вылетевших имаго для ловушек, установленных на данной станции.

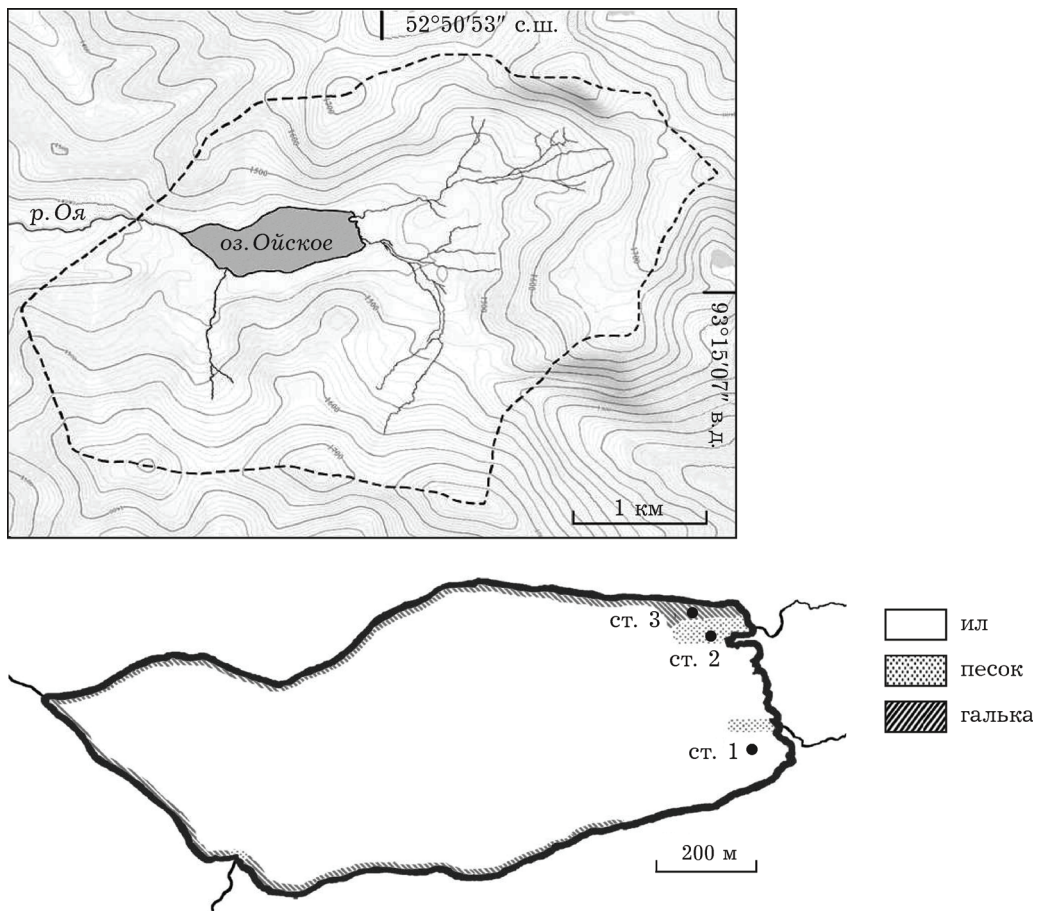


Рис. 1. Район работ и схема оз. Ойское со станциями установки ловушек. Пунктирной линией отмечена граница территории долины как участка, на который происходит разлет имаго хирономид

Собранных особей сортировали по морфологически близким группам, учитывающим размер, пол и визуально различимые таксономические признаки, подсчитывали и взвешивали. В целом выделено восемь морфологических групп. Взвешивание проводили на аналитических весах НР-200 (A&D, Япония) с дискретностью определения массы до 0,1 мг. Рассчитывали средние значения сырой массы особи для каждой морфологической группы, которые затем использовали для расчета вклада в общую биомассу отдельных таксонов. Далее пробы консервировали в 80%-м этаноле для установления видовой принадлежности.

В течение 2012 г. часть экземпляров имаго доминантных видов, пойманных сетчатыми ловушками, отобрана для биохимических анализов. В этом же вегетационном сезоне, на ст. 2 и 3 собраны пробы личинок хирономид бентоса с помощью дночерпателя Петерсена. Личинок, извлеченных из пробы грун-

та, помещали в озерную отфильтрованную воду на сутки для освобождения кишечника. Перед взвешиванием избыток влаги с поверхности тел личинок удаляли с помощью фильтровальной бумаги. Пробы для определения содержания жирных кислот (ЖК) и влажности формировали из нескольких особей личинок или имаго морфологически близких групп, составляющих навеску в пределах 10–80 мг сырой массы, далее взвешивали с точностью до 0,1 мг. Пробы для определения содержания ЖК помещали в смесь хлороформ–метанол, далее их, а также пробы для измерения влажности хранили при $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ до последующей обработки в лаборатории.

Видовую принадлежность массовых видов комаров-звонцов устанавливали в лаборатории по препаратам гениталий самцов [Определитель..., 1969; Определитель..., 1999].

Расчеты суточного и годового вылета на единицу площади акватории и суши. При

расчетах принимались во внимание следующие факторы. Известно, что интенсивность вылета амфибионтных насекомых может значительно варьировать в течение вегетационного сезона, кроме того, начало и длительность пиков вылета имаго могут существенно различаться в зависимости от погодных условий отдельных вегетационных сезонов [Lundstrom et al., 2010]. В горных экосистемах, а также в экосистемах умеренного и холодного климата ключевым фактором, определяющим начало массового вылета амфибионтных насекомых, является сезонный подъем температуры воды [Fureder et al., 2005]. Известно, что в период открытой воды этот показатель для горных озер в значительной степени коррелирует с температурой воздуха [Livingstone, Lotter, 1998]. В связи с отсутствием длительных надежных измерений температур воды озера мы использовали данные температуры воздуха как прокси-динамики температуры воды. Для определения сезонной динамики вылета хирономид с учетом измерений разных вегетационных сезонов применена модель, где в качестве показателя времени вегетационного сезона взяли сумму положительных температур воздуха от начала сезона. Для расчетов использованы данные о температуре воздуха, полученные на метеостанции Оленья речка (Росгидромет, <http://gr5.ru>), расположенной в районе исследования (4 км южнее оз. Ойское, 52°50' с. ш., 93°15' в. д.) на той же высоте (1400 м над ур. м.) (рис. 2). В рядах среднесу-

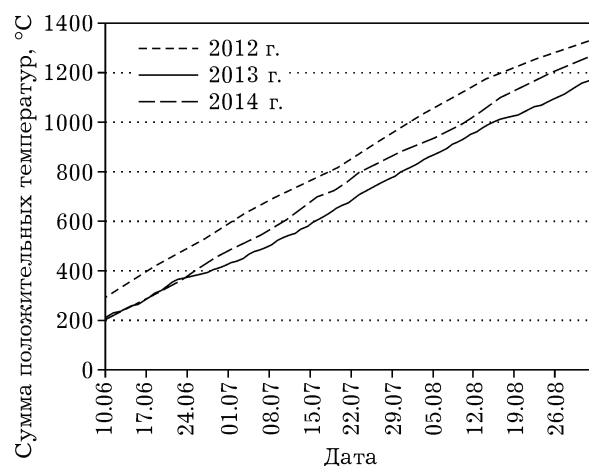


Рис. 2. Динамика суммы положительных температур в районе исследования в летний период 2012–2014 гг.

точных значений температуры воздуха 2012, 2013 и 2014 гг. суммировали положительные значения. Таким образом, для каждой даты учетов вылета хирономид получено соответствующее значение суммы положительных температур.

По наблюдениям, в 2012–2014 гг. вылет хирономид происходил в интервале от 309 до 1328 °C суммарных положительных температур. В исследованном районе в 2012–2014 гг. данный интервал длился в течение 81–87 сут (в среднем 83 сут), далее не происходило увеличения суммы положительных температур. Таким образом, продолжительность времени вылета хирономид в течение вегетационного сезона приняли как 83 сут. Для каждой даты учетов на основании биомассы хирономид, попавшихся в ловушки, рассчитаны суточные значения вылета ($\text{мг}/\text{м}^2$ в сут). Значения вылета разных дат и разных лет ранжировали по показателям температур отдельно для каждой станции. В итоге получены графики динамики интенсивности вылета хирономид в течение вегетационного сезона в зависимости от суммы положительных температур на данные сутки. Для дат, соответствующих показателям суммы температур, когда учеты не проводились, величины вылета рассчитаны как средние близлежащих значений.

Для каждой станции и всех доминирующих видов рассчитали удельный вылет (мг сырой массы/ м^2 акватории) за вегетационный сезон (за год) как сумму всех значений суточного вылета за модельный период (83 сут). Средний удельный вылет за год с акватории озера рассчитан с учетом доли разных биотопов в общей площади водоема.

Суммарный годовой вынос биомассы с акватории за счет вылета хирономид вычислялся как произведение величины удельного вылета с акватории на площадь водоема. Площадь суши, на которую производился расчет выноса биомассы, оценивали в графическом редакторе ImageJ 1.46, используя спутниковые снимки Google Earth (<https://www.google.ru/maps>) и рельефные карты Open StreetMap (<https://www.openstreetmap.org>). Известно, что среднее расстояние разлета имаго хирономид от мест вылета для 50 % особей популяции составляет 13,3 м, однако есть данные о максимальном расстоянии,

составляющем 17 км [Muehlbauer et al., 2014]. В качестве минимальной площади суши, на которую производился расчет выноса биомассы с акватории озера, мы учитывали полосу шириной 15 м от береговой линии. Максимальную площадь суши определяли, исходя из предположения, что горные хребты (высота водораздела >1600 м над ур. м.), обрамляющие долину озера, являются естественной границей для разлета имаго от мест выплода. Границы долины учитывали как линию водораздела, проходящую по верхним точкам рельефа вокруг озера (см. рис. 1). Из площади суши вычли площади, обеспечиваемые вылетом из ручьев и р. Ои. Поток биомассы на сушу рассчитывался как отношение годового выноса биомассы со всей акватории озера к обеспечиваемой площади суши.

Годовой поток ПНЖК с единицы площади акватории (мг/м² акватории) вычислялся как произведение среднего удельного вылета с единицы площади акватории и среднего содержания суммы ЭПК и ДГК в биомассе имаго (мг · г сырой массы). Для расчета потока ПНЖК, приходящегося на единицу площади суши, годовой поток биомассы на сушу умножался на среднее содержание ПНЖК в биомассе имаго.

Биохимический анализ проб. Влажность биомассы личинок и имаго определяли в лаборатории высушиванием проб до постоянного веса при 75 °С.

Анализ жирных кислот подробно описан в работах [Sushchik et al., 2013; Gladyshev et al., 2014]. Липиды экстрагировали хлороформом и метанолом в соотношении 2 : 1, далее ЖК суммарных липидов метилирова-

Т а б л и ц а 1

Годовой вылет (мг сырой массы/м² акватории) доминирующих видов комаров-звонцов сем. Chironomidae из оз. Ойское, Западный Саян, Южная Сибирь, 2012–2014 гг. на разных типах грунтов и среднее значение по акватории (± стандартная ошибка)

Вид	Станция (тип грунта)			Средний вылет по акватории n = 3
	1 (ил)	2 (песок)	3 (галька)	
<i>Polypedilum scalaenum</i> (Schrank, 1803)	0,00	34,47	2,24	12,23 ± 11,13
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	165,47	218,16	50,04	144,56 ± 49,65
<i>Tanytarsus pseudolestagei</i> (Shilova, 1976)	22,88	23,67	58,18	34,91 ± 11,64
<i>Micropsectra praecox</i> (Wiedemann in Meigen, 1818)	38,33	55,13	32,18	41,88 ± 6,86
<i>Paratanytarsus siderophila</i> (Zvereva, 1950)	99,21	113,05	2,65	71,63 ± 34,72
<i>Chironomus nigrifrons</i> Linnavitsh et Erbaeva, 1971	3,49	19,15	0,00	7,55 ± 5,89
<i>Protanypus pseudomorio</i> Makarchenko, 1982	23,94	30,11	0,00	18,02 ± 9,18
<i>Corynoneura celeripes</i> Winnertz, 1852	0,00	17,08	0,00	5,69 ± 5,69
<i>Cricotopus festivellus</i> (Kieffer, 1906)	3,49	18,25	35,99	19,24 ± 9,40
<i>Orthocladius thienemanni</i> Kieffer, 1906	17,53	2,67	44,22	21,48 ± 12,16
<i>Acricotopus lucens</i> (Zetterstedt, 1850)	8,11	8,56	12,96	9,88 ± 1,55
Прочие	35,96	80,29	26,47	47,57 ± 16,59
Сумма	418,41	620,58	264,93	434,64 ± 102,99

ли на водяной бане при температуре 85 °С. Анализ метиловых эфиров ЖК выполнен на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, “Agilent Technologies”, США), оснащенном капиллярной колонкой HP-FFAP, при энергии ионизации детектора 70 эВ и сканировании в диапазоне 45–450 атомных единиц. Пики метиловых эфиров жирных кислот идентифицированы по полученным масс-спектрам. Количественное содержание жирных кислот в биомассе определялось по величине пика внутреннего стандарта, нонадекановой кислоты (Sigma-Aldrich, США), фиксированное количество которой добавляли в пробы перед экстракцией липидов.

Статистический анализ. Для определения достоверности различий между средними значениями содержания ЖК в биомассе хирономид применяли непараметрический *U*-критерий Манна – Уитни, различия считали достоверными при $p < 0,05$. Вычисления проводились с помощью стандартного пакета программ Statistica-9 (StatSoft, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Долина оз. Ойское представляет собой обособленный горными хребтами участок площадью 13 258 880 м², в центре которого и расположено озеро (см. рис. 1). Из площади данного участка вычтена площадь, занятая озером, и территория, обеспечиваемая вылетом хирономид из ручьев. Таким образом, максимальная площадь суши, на которую возможен разлет имаго хирономид из оз. Ойское, составила 12 172 860 м². Минимальная площадь суши, используемая в расчетах потоков биомассы и ПНЖК с вылетом хирономид, составила 40 671 м².

Большую часть дна озера (92 %) занимали заиленные грунты площадью 482 110 м² (см. рис. 1). Площади участков с галечным и песчаным грунтами равнялись 27 684 и 12 327 м² соответственно.

За весь период исследований в ловушках обнаружены представители 13 родов и 18 видов хирономид. Интенсивность вылета имаго 11 видов, количественно значимых в суммарном вылете, приведена в табл. 1. Доминирующими видами хирономид, вылетающих на

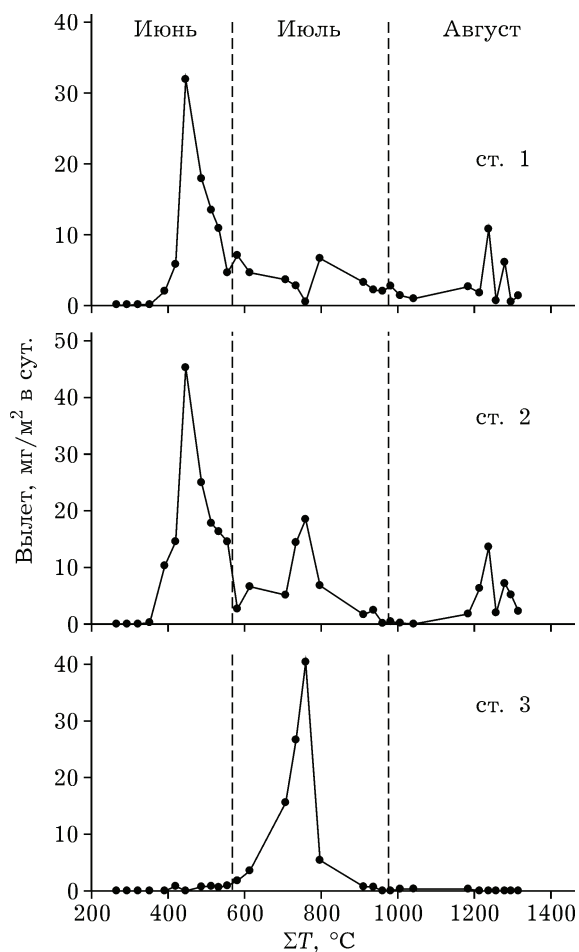


Рис. 3. Суточный вылет имаго хирономид (мг сухой массы/м² в сут) на станциях оз. Ойское в зависимости от суммы наблюдаемых положительных температур, 2012–2014 гг.

станциях с илистыми и песчаными грунтами, являлись *Dicrotendipes nervosus* (до 40 % от общей биомассы) и *Paratanytarsus siderophila* (до 24 %). На галечнике максимальные величины вылета отмечены для *Tanytarsus pseudolestagei* (21 %).

Сезонная динамика вылета имаго хирономид на илистых и песчаных грунтах оказалась схожей, с наиболее выраженным пиком в начале вегетационного периода, 31,9 и 45,3 мг/м² в сут для ст. 1 и 2 соответственно (рис. 3). Этот пик обусловлен преимущественно вылетом двух доминирующих видов *D. nervosus* и *P. siderophila*. Второй пик вылета соответствовал интервалу суммы положительных температур 700–800 °С и наблюдался в течение июля, основной вклад принадлежал видам *Orthocladius thienemanni* и *T. pseudolestagei*. Третий

Состав жирных кислот личинок и имаго комаров-звонцов *Chironomidae*, собранных в июне – августе 2012 г. на оз. Ойское, Западный Саян, Южная Сибирь

ЖК	Личинки	Имаго	<i>U</i>	<i>p</i>
%	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 6		
12:0	3,2 ± 0,8	0,6 ± 0,1	1,0	0,0252
14:0	3,3 ± 0,7	2,2 ± 0,8	5,0	0,1658
14:1 <i>n</i> -5	0,2 ± 0,1	0,7 ± 0,5	10,0	0,7491
i15:0	1,9 ± 0,2	0,4 ± 0,1	0,0	0,0142
ai15:0	1,1 ± 0,3	0,2 ± 0,1	0,0	0,0142
15:0	0,9 ± 0,2	0,6 ± 0,1	5,0	0,1658
16:0	18,8 ± 1,4	16,2 ± 0,6	5,0	0,1658
16:1 <i>n</i> -9	1,0 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,0	0,0142
16:1 <i>n</i> -7	8,6 ± 0,5	12,2 ± 1,4	4,0	0,1098
16:1 <i>n</i> -6	1,3 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,0	0,0142
i17:0	0,4 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,0	0,0142
ai17:0	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,0	8,0	0,4555
16:2 <i>n</i> -4	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,3	10,0	0,7491
17:0	1,8 ± 0,1	1,0 ± 0,2	0,0	0,0142
17:1 <i>n</i> -8	1,3 ± 0,1	0,7 ± 0,2	3,0	0,0700
18:0	8,3 ± 1,0	5,5 ± 0,6	3,0	0,0700
18:1 <i>n</i> -9	10,2 ± 0,8	9,2 ± 1,1	7,0	0,3374
18:1 <i>n</i> -7	3,9 ± 0,3	5,9 ± 1,3	10,0	0,7491
18:2 <i>n</i> -6	13,9 ± 1,4	12,4 ± 1,6	9,0	0,5940
18:3 <i>n</i> -6	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,0	10,0	0,7491
18:3 <i>n</i> -3	2,9 ± 0,5	5,0 ± 0,7	2,0	0,0428
18:4 <i>n</i> -3	0,6 ± 0,0	0,9 ± 0,4	9,0	0,5940
20:0	1,4 ± 0,2	0,9 ± 0,1	2,0	0,0428
20:1 <i>n</i> -9	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	8,0	0,4555
20:4 <i>n</i> -6	2,8 ± 0,2	3,4 ± 0,7	4,0	0,1098
20:5 <i>n</i> -3	7,8 ± 0,1	17,2 ± 0,8	0,0	0,0142
22:0	0,7 ± 0,1	0,4 ± 0,0	3,0	0,0700
22:6 <i>n</i> -3	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,0	9,0	0,5940
мг · г сырой массы	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 4		
20:5 <i>n</i> -3	0,58 ± 0,1	4,21 ± 0,99	0,0	0,0304
22:6 <i>n</i> -3	0,01 ± 0,0	0,01 ± 0,00	4,5	0,3865
Сумма ЖК	7,40 ± 1,5	23,10 ± 4,39	0,0	0,0304
мг · г сухой массы	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 4		
20:5 <i>n</i> -3	2,41 ± 0,50	11,87 ± 2,80	0,0	0,0304
22:6 <i>n</i> -3	0,03 ± 0,30	0,03 ± 0,01	4,5	0,3865
сумма ЖК	30,59 ± 6,16	65,07 ± 12,37	1,0	0,0606

П р и м е ч а н и е. Дано среднее ± стандартная ошибка, % от общей суммы жирных кислот (ЖК), мг · г сырой или сухой массы, *n* – число проб. Достоверность различий средних значений определена по *U*-тесту Манна – Уитни. Достоверные значения *p* выделены жирным шрифтом.

пик, приходившийся на конец вегетационного сезона, определялся вылетом видов *P. siderophila* и *Protanypus pseudomorio*. На галечных грунтах (ст. 3) в исследованный период 2012–2013 гг. наблюдался только один пик вылета (40,3 мг/м² в сут), в середине веге-

тационного сезона, в интервале 600–900 °С суммарных положительных температур (см. рис. 3).

Минимальное наблюдаемое значение удельного годового вылета хирономид соответствовало галечному грунту прибрежной зоны (см. табл. 1). Илистые грунты литорали и глубо-

Потоки биомассы и суммы ЭПК+ДГК за счет вылета имаго хирономид из оз. Ойское на сушу участка Западного Саяна, Южная Сибирь, 2012–2014 гг.

Показатель	Минимальная площадь разлета*	Максимальная площадь разлета**
Вынос биомассы со всей акватории озера, г/год		216705
Вынос ЭПК+ДГК со всей акватории озера, г/год		914,495
Площадь суши, учитываемая в расчетах, м ²	40671,22	12172860,26
Поток биомассы, г сырой массы/м ² суши в год	5,328	0,018
Поток ЭПК + ДГК, мг/м ² суши в год	22,282	0,076

*Расчитана исходя из средней дальности разлета имаго хирономид, равной 15 м от береговой линии озера.

**Расчитана исходя из максимально возможной дальности разлета имаго хирономид, определяемой размером горной долины.

ководных участков характеризовались средней величиной годового вылета. Максимум годового вылета хирономид соответствовал песчаным грунтам и в 2,3 раза превышал поток биомассы с галечного грунта. Средняя величина годового вылета по акватории, рассчитанная с учетом количественного вклада разных типов грунтов в общую площадь водоема, составила 415,05 мг сырой массы/м².

Уровни (процентное содержание от суммы ЖК) количественно значимых ЖК в липидах биомассы личинок и имаго хирономид оз. Ойское приведены в табл. 2. Доминирующими кислотами в биомассе личинок оказались 16:0, 18:2n-6 и 18:1n-9, а в биомассе имаго – 20:5n-3, 16:0 и 18:2n-6. Средние уровни кислот 12:0, i15:0, ai15:0, 16:1n-9, 16:1n-6, i17:0, 17:0 и 20:0 достоверно выше у личинок, в свою очередь имаго характеризовались достоверно большими величинами полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), а именно 18:3n-3 и 20:5n-3.

Средняя влажность личинок и имаго составила 75,8 и 64,5 % сырой массы соответственно. Содержание суммарных ЖК на единицу сырой и сухой биомассы имаго хирономид в 2–3 раза превышало это значение в биомассе личинок. Количественное содержание незаменимой ЭПК (на единицу сырой или сухой массы) также оказалось достоверно больше у имаго (см. табл. 2). Количественное, а также процентное содержание ДГК как у личинок, так и у имаго было пренебрежимо мало.

С учетом суммарного содержания ЭПК и ДГК в биомассе имаго хирономид (4,22 мг · г сырой массы) и среднего вылета по акватории (415,05 мг сырой массы/м² в год), поток ПНЖК с единицы площади акватории составил 1,752 мг/м² в год.

Расчеты годовых потоков биомассы и суммы ЭПК + ДГК за счет вылета имаго хирономид на единицу площади суши приведены в табл. 3. Максимальные и минимальные величины потоков определялись возможной дальностью разлета имаго комаров-звонцов от места выплода (соответственно, площадью суши, учитываемой в расчетах) и различались для изученного региона почти в 250 раз.

ОБСУЖДЕНИЕ

В доступных литературных источниках приводятся данные о количественном вылете амфибионтных насекомых в единицах сухой массы на единицу площади акватории в сутки или в год. С учетом средней продолжительности вегетационного сезона 83 сут, влажности биомассы имаго 64,5 %, среднесуточная интенсивность вылета хирономид из оз. Ойское составляла $1,8 \pm 0,45$, $2,9 \pm 0,67$ и $1,2 \pm 0,61$ мг сухой массы/м² в сут для илистых, песчаных и галечных грунтов соответственно. Эти величины оказались близкими к суточным значениям вылета хирономид, наблюдавшимся на ручьях бассейна р. Рейн, в среднем 0,23 мг сухой массы/м² в сут [Krell et al., 2015]. Однако суточный вылет хироно-

мид с акватории исследованного горного озера в 2,5 и 9 раз меньше по сравнению с таковыми из ручьев горного массива Аппалачи [Davis et al., 2011] и горной реки на северо-востоке Италии [Paetzold, Tockner, 2005].

Очевидно, что суммарный годовой вылет амфибионтных насекомых зависит не только от интенсивности суточного вылета, но и определяется длительностью вегетационного сезона. Так, в регионах с более теплым климатом может наблюдаться несколько сезонных пиков вылета амфибионтных насекомых [Rundio, Lindley, 2012]. На оз. Ойское наблюдали только один выраженный сезонный пик вылета для большинства видов хирономид (см. рис. 3), что, возможно, объясняется относительно коротким вегетационным периодом. Годовой вылет имаго хирономид из исследованного горного озера, составивший в среднем $0,15$ г сухой массы/ m^2 , сравнили с величинами, полученными для водных экосистем холодного и умеренного климата. Годовой вылет из оз. Ойское сопоставим с таковым для хирономид из ветландов Швеции и соленых маршей северо-востока США ($0,3$ и $0,2$ г/ m^2 в год соответственно; рассчитано с учетом сухой массы 1 особи ~ 150 мкр) [Stagliano et al., 1998; MacKenzie, 2005; Lundstrom et al., 2010], а также из пойменного озера бассейна р. Волга, $0,21$ г/ m^2 в год [Демина и др., 2013]. Однако полученное нами среднее значение для горного озера оказалось близко только к минимальному значению вылета хирономид, $0,17$ – $3,7$ г/ m^2 в год, из эвтрофного озера Миватн, расположенного в геотермальном районе Исландии и отличающегося благоприятными условиями для интенсивного роста и развития бентосных хирономид [Dreyer et al., 2015]. Кроме того, величины годового вылета хирономид, определенные для многих других водных систем умеренного и холодного климата превышали величину вылета, полученную в нашей работе, на 1–2 порядка [Paasivirta et al., 1988; Leeper, Taylor, 1998; Stagliano et al., 1998; Roluffs et al., 2001]. Таким образом, горное олиготрофное озеро отличалось одной из самых низких величин годового вылета амфибионтных насекомых по сравнению с прочими изученными водоемами и водотоками.

Известно, что вылет амфибионтных насекомых составляет около 24 % от годовой вто-

ричной продукции бентосных личинок [Huggun, Wallace, 2000]. Годовая вторичная продукция бентоса оз. Ойское составляла в среднем $3,12$ г сырой массы/ m^2 [Zuev et al., 2012], а продукция хирономид – около 70 % от общей продукции бентоса (С. П. Шулепина, персональное сообщение). Таким образом, потенциальный годовой вылет хирономид из оз. Ойское может быть оценен в $0,52$ г сырой массы/ m^2 . Данная оценка хорошо согласуется с величиной среднего вылета по акватории, измеренного с помощью ловушек (см. табл. 1).

Известно, что поток биомассы вылетающих насекомых на единицу площади суши будет достигать наибольшей величины на территории, непосредственно прилегающей к месту выплода, где остаются не менее половины особей популяции хирономид [Muehlbauer et al., 2014]. Вместе с тем в литературе имеются сведения о дальности разлета хирономид, достигающей 17 км от места выплода [Muehlbauer et al., 2014]. Поскольку удаленность водоразделов от акватории оз. Ойское не превышает 2,5 км, то вся территория долины потенциально достижима для имаго хирономид при разлете. Максимально и минимально возможные величины потоков органического вещества и ПНЖК на сушу различались более чем на 2 порядка (см. табл. 3) и свидетельствовали о ключевой роли прибрежной зоны как источника водной продукции для наземных консументов изученного горного ландшафта.

Жирнокислотный состав собранных личинок хирономид, среди которых доминирующими видами являлись *D. nervosus* и *T. pseudolestagei* [Zuev et al., 2012], характеризовался заметным вкладом кислот-маркеров бактерий, *i15:0*, *ai15:0*, *i17:0*, *a17:0* и *17:1n-8*, в сумме составлявших 5 %. Следовательно, детрит и частицы взвешенного органического вещества составляли значительную часть спектра питания хирономид, обитающих в озере, где грунты представлены в основном илами. В биомассе личинок хирономид оз. Ойское отмечено самое высокое содержание линолевой кислоты ($18:2n-6$) по сравнению с хирономидами из прочих пресноводных и солоноватоводных местообитаний [Bell et al., 1994; Descroix et al., 2010; Makhutova et al., 2011; Sauvanet et al., 2013; Zinchenko et al.,

2014]. Эта ПНЖК является абсолютно незаменимой для большинства животных, включая насекомых отр. Diptera [Stanley-Samuelson et al., 1988], и могла поступать к личинкам оз. Ойское с детритом, сформированным при разложении высшей водной растительности, или при потреблении живых тканей высших растений. В горном оз. Ойское, отличающемся протяженной литоралью, высшие водные растения вносят основной вклад в валовую первичную продукцию [Ivanova et al., 2014]. Линолевая кислота синтезируется и накапливается у многих видов высших водных растений [Rozentsvet et al., 2002], и в некоторых исследованиях питания водных консументов используется в качестве биомаркера данной группы продуцентов [Wang et al., 2014]. Другим возможным источником линолевой кислоты в питании личинок хирономид могли являться перифитонные зеленые водоросли, однако их биомасса оказалась относительно низкой [Ivanova et al., 2014].

Поскольку содержание ДГК у хирономид являлось весьма низким (см. табл. 2), дальнейший сравнительный анализ содержания незаменимых ПНЖК выполнен только для ЭПК. Содержание незаменимой ЭПК у личинок хирономид оз. Ойское оказалось в 6–8 раз ниже, чем у *Cricotopus salinophilus* и *Prodiamesa olivacea* [Makhutova et al., 2011; Zinchenko et al., 2014], однако близко к значениям у видов рода *Chironomus* из разных местообитаний [Goedkoop et al., 2000; Makhutova et al., 2011; Zinchenko et al., 2014].

Сведения о жирнокислотном составе имаго сем. Chironomidae в известной нам литературе отсутствуют, а количественные данные о содержании ЭПК и ДГК ограничены единичным измерением [Gladyshev et al., 2009]. Вместе с тем очевидно, что при метаморфозе у хирономид оз. Ойское происходили кардинальные изменения жирнокислотного состава, состоящие в значительном повышении уровней ПНЖК, $18:3n-3$, $20:5n-3$, $20:4n-6$, за счет снижения уровней насыщенных кислот, а также кислот-маркеров бактерий, сопровождающиеся увеличением содержания суммы ЖК на единицу биомассы. Следует отметить, что при метаморфозе таксономически близкой группы сем. Culicidae относительного накопления незаменимых ЭПК и ДГК у имаго не наблюдалось, хотя

жирнокислотный состав значительно изменялся [Gladyshev et al., 2011b; Sushchik et al., 2013]. Количественное содержание суммы ЭПК + ДГК у личинок и имаго нескольких видов водных клопов отряда Heteroptera также оказалось одинаковым [Sushchik et al., 2014]. Возможно, хирономиды являются уникальной группой амфибионтных насекомых, способных значительно увеличивать долю ЭПК + ДГК в своей биомассе во время метаморфоза.

Содержание суммы ЭПК + ДГК на единицу массы на стадии имаго измерено только у небольшого числа таксонов водных и амфибионтных насекомых. Среднее содержание ЭПК у имаго хирономид почти в два раза превышало этот показатель у имаго кровососущих комаров и стрекоз, но было близко с таковым у имаго кориксид (отряд Heteroptera) [Gladyshev et al., 2011a; Sushchik et al., 2013, 2014].

Согласно выполненной ранее оценке, в среднем для биосферы поток ЭПК + ДГК из воды на сушу за счет вылета амфибионтных насекомых составляет $\sim 40 \text{ мг/м}^2$ акватории в год [Gladyshev et al., 2009]. Измеренный нами поток ЭПК + ДГК с единицы площади акватории горного озера при вылете доминирующей группы насекомых оказался меньше в 20 раз, чем среднее значение для биосферы. Однако в цитируемой работе в расчетах среднего глобального потока использовались данные о суммарном вылете всех таксонов без привязки к конкретным ландшафтам, и, поскольку содержание ЭПК и ДГК в биомассе имаго в то время не было известно, в расчетах использовались средние данные, полученные для личинок разных таксонов. Так как у имаго хирономид количественное содержание ЭПК и ДГК значительно больше, чем у личинок, то последний фактор не мог быть причиной столь существенного отличия потока ЭПК и ДГК в конкретной системе от среднего глобального расчета. Наиболее вероятно, что очень малая величина потока ЭПК и ДГК из воды на сушу, полученная в данном исследовании, обусловлена низкой продуктивностью изученного горного озера, а также коротким вегетационным сезоном в исследованном горном ландшафте.

В настоящее время в доступной литературе имеется только две работы, в которых

непосредственно измерены потоки ЭПК и ДГК из воды на сушу за счет вылета определенных таксонов амфибионтных насекомых в конкретных ландшафтах, а именно кровососущих комаров (сем. Culicidae) в степи и стрекоз (отряд Odonata) в лесостепи [Gladyshev et al., 2011a, b]. Годовой поток ЭПК и ДГК с единицы площади акватории за счет вылета кровососущих комаров более чем вдвое превышал поток ЭПК и ДГК, связанный с вылетом хирономид. В свою очередь, поток ЭПК и ДГК при вылете стрекоз определялся на единицу площади суши и составил 6,9 мг/м² в год [Gladyshev et al., 2011a]. Эта величина более чем в 90 раз превышала поток ЭПК и ДГК на сушу при вылете хирономид из горного озера, рассчитанный с учетом всей площади горной долины, однако сопоставима с потоком ЭПК и ДГК, полученным для прибрежной полосы озера (см. табл. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, поток биомассы за счет вылета имаго хирономид с единицы площади горного олиготрофного озера оказался одним из самых низких среди измерений, выполненных в конкретных ландшафтах для определенных таксонов амфибионтных насекомых. Вместе с тем измеренная величина вылета соответствует продуктивности зообентоса данного озера. Впервые проведенное сравнение жирнокислотного состава и содержания ЭПК и ДГК на разных стадиях развития хирономид выявило уникальную способность этой амфибионтной группы накапливать существенные количества незаменимых ЭПК и ДГК на стадии имаго. Однако, несмотря на высокое содержание ЭПК и ДГК в вылетающих имаго, поток ЭПК и ДГК с единицы площади акватории оказался в разы меньше средних глобальных расчетов вследствие низкой продуктивности озера. Рассчитанный с учетом максимальной дальности разлета хирономид поток ЭПК и ДГК на единицу площади горной долины крайне мал. Возможно, что наземные всеядные консументы данного ландшафта испытывают недостаток ЭПК и ДГК в пище, если добывают корм на удалении от береговой линии озера. Однако в прибрежной части наземной территории по-

ток ЭПК и ДГК на единицу площади суши достигал значений, сопоставимых с более продуктивными ландшафтами, что может стимулировать наземных консументов к питанию в прибрежной полосе для пополнения запасов незаменимых биохимических компонентов.

Исследования проведены при содействии администрации природного парка “Ергаки”. Благодарим А. В. Агеева, К. В. Савенко, Т. К. Савенко и Н. В. Михалюк за помощь при проведении полевых работ. Работа поддержана Государственным заданием Министерства образования и науки РФ Сибирскому федеральному университету на выполнение НИР № 6.1089.214/К и Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ, тема № 51.1.1.

ЛИТЕРАТУРА

- Демина И. В., Ермохин М. В., Демин А. Г. Имагоуловитель для количественного учета вылета гетеротопных насекомых на границе “вода – воздух” в стоячих водоемах // Поволж. экол. журн. 2009. № 1. С. 65–68.
- Демина И. В., Ермохин М. В., Полуконова Н. В. Структура и динамика потоков вещества и энергии, формируемых при вылете имаго гетеротопных насекомых через границу “вода – воздух” пойменных озер р. Волга // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13, вып. 3. С. 85–93.
- Определитель насекомых Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1999. Т. VI, ч. 1: Двукрылые и блохи. 665 с.
- Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1969. Т. V., ч. 1 Двукрылые, блохи 810 с.
- Anishchenko O. V., Glushchenko L. A., Dubovskaya O. P., Zuev I. V., Ageev A. V., Ivanova E. A. Morphometry and metal concentrations in water and bottom sediments of mountain lakes in Ergaki natural park, Western Sayan mountains // Water Res. 2015. Vol. 42. P. 670–682.
- Bartels P., Cucherousset J., Steger K., Eklov P., Tranvik L. J., Hillebrand H. Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics // Ecology. 2012. Vol. 93. P. 1173–1182.
- Baxter C. V., Fausch K. D., Saunders W. C. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // Freshwater Biol. 2005. Vol. 50. P. 201–220.
- Bell J. G., Ghioni C., Sargent J. R. Fatty acid compositions of 10 freshwater invertebrates which are natural food organisms of Atlantic salmon parr (*Salmo salar*): a comparison with commercial diets // Aquaculture. 1994. Vol. 128. P. 301–313.
- Davis J. M., Rosemond A. D., Small G. E. Increasing donor ecosystem productivity decreases terrestrial consumer reliance on a stream resource subsidy // Oecologia. 2011. Vol. 167. P. 821–834.

- Descroix A., Bec A., Bourdier G., Sargos D., Sauvanet J., Misson B., Desvillettes C. Fatty acids as biomarkers to indicate main carbon sources of four major invertebrate families in a large river (the Allier, France) // *Fundam. Appl. Limnol.* 2010. Vol. 177. P. 39–55.
- Dreyer J., Hoekman D., Gratton C. Lake-derived midges increase abundance of shoreline terrestrial arthropods via multiple trophic pathways // *Oikos*. 2012. Vol. 121. P. 252–258.
- Dreyer J., Townsend P. A., Hook III J. C., Hoekman D., Vander Zanden M. J., Gratton C. Quantifying aquatic insect deposition from lake to land // *Ecology*. 2015. Vol. 96. P. 499–509.
- Fontaneto D., Tommaseo-Ponzetta M., Galli C., Rise P., Glew R. H., Paoletti M. G. Differences in fatty acid composition between aquatic and terrestrial insects used as food in human nutrition // *Ecol. Food and Nutrition*. 2011. Vol. 50. P. 351–367.
- Fureder L., Wallinger M., Burger R. Longitudinal and seasonal pattern of insect emergence in alpine streams // *Aquat. Ecol.* 2005. Vol. 39. P. 67–78.
- Gladyshev M. I., Arts M. T., Sushchik N. N. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA+DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. T. Brett., M. Kainz. N.Y.: Springer, 2009. P. 179–209.
- Gladyshev M. I., Kharitonov A. Yu., Popova O. N., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kalacheva G. S. Quantitative estimation of dragonfly role in transfer of essential polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems // *Dokl. Biochem. and Biophys.* 2011a. Vol. 438. P. 141–143.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Yurchenko Yu. A., Belevich O. E., Kalacheva G. S. Differences in the fatty acid compositions of blood-sucking mosquito larvae and imagoes and the water-to-land export of essential acids // *Dokl. Biol. Sci.* 2011b. Vol. 441. P. 385–388.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land // *Prostaglandins and Other Lipid Mediators*. 2013. Vol. 107. P. 117–126.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Gubanenko G. A., Kalachova G. S., Rechkina E. A., Malyshevskaya K. K. Effect of the way of cooking on contents of essential polyunsaturated fatty acids in filets of zander // *Czech Journ. Food Sci.* 2014. Vol. 32. P. 226–231.
- Goedkoop W., Sonesten L., Ahlgren G., Boberg M. Fatty acids in profundal benthic invertebrates and their major food resources in Lake Erken, Sweden: seasonal variation and trophic indications // *Can. Journ. Fish. Aquat. Sci.* 2000. Vol. 57. P. 2267–2279.
- Gratton C., Vander Zanden M. J. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems // *Ecology*. 2009. Vol. 90. P. 2689–2699.
- Huryn A. D., Wallace J. B. Life history and production of stream insects // *Ann. Rev. Entomol.* 2000. Vol. 45. P. 83–110.
- Ivanova E. A., Anishchenko O. V., Glushchenko L. A., Gaevsky N. A., Kolmakov V. I. Contribution of different groups of autotrophs to the primary production of mountain lake Oiskoe // *Contemp. Probl. Ecol.* 2014. Vol. 7, N 4. P. 397–409.
- Krell B., Röder N., Link M., Gergs R., Entling M. H., Schafer R. B. Aquatic prey subsidies to riparian spiders in a stream with different land use types // *Limnologia*. 2015. Vol. 51. P. 1–7.
- Lands W. E. M. Human life: caught in the food web // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. T. Brett, M. Kainz. N.Y.: Springer, 2009. P. 327–354.
- Leeper D. A., Taylor B. E. Insect emergence from a South Carolina (USA) temporary wetland pond, with emphasis on the Chironomidae (Diptera) // *J. North Amer. Benthol. Soc.* 1998. Vol. 17. P. 54–72.
- Livingstone D. M., Lotter A. F. The relationship between air and water temperatures in lakes of the Swiss Plateau: a case study with palaeolimnological implications // *J. Paleolimnol.* 1998. Vol. 19. P. 181–198.
- Lundstrom J. O., Schafer M. L., Petersson E., Persson Vinnersten T. Z., Landin J., Brodin Y. Production of wetland Chironomidae (Diptera) and the effects of using *Bacillus thuringiensis israelensis* for mosquito control // *Bull. Entomol. Res.* 2010. Vol. 100. P. 117–125.
- MacKenzie R. A., Kaster J. L. Temporal and spatial patterns of insect emergence from a Lake Michigan coastal wetland // *Wetlands*. 2004. Vol. 24. P. 688–700.
- MacKenzie R. A. Spatial and temporal patterns in insect emergence from a southern Maine salt marsh // *Amer. Midland Naturalist*. 2005. Vol. 153. P. 257–269.
- Maiolini B., Lencioni V., Boggero A., Thaler B., Lotter A. F., Rossaro B. Zoobenthic communities of inlets and outlets of high altitude Alpine lakes // *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 562. P. 217–229.
- Makhutova O. N., Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Ageev A. V., Pryanichnikova E. G., Kalachova G. S. Is the fatty acid composition of freshwater zoobenthic invertebrates controlled by phylogenetic or trophic factors? // *Lipids*. 2011. Vol. 46. P. 709–721.
- Muehlbauer J. D., Collins S. F., Doyle M. W., Tockner K. How wide is a stream? Spatial extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis // *Ecology*. 2014. Vol. 95. P. 44–55.
- Nakano S., Murakami M. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs // *Proc. of the National Acad. Sci. of the USA*. 2001. Vol. 98. P. 166–170.
- Paasivirta L., Lahti T., Peratie T. Emergence phenology and ecology of aquatic and semi-terrestrial insects on a boreal raised bog in central Finland // *Holarctic Ecol.* 1988. Vol. 11. P. 96–105.
- Paetzold A., Tockner K. Effects of riparian arthropod predation on the biomass and abundance of aquatic insect emergence // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2005. Vol. 24. P. 395–402.
- Reimer J. P., Baerwald E. F., Barglay R. M. R. Diet of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasionycteris noctivagans*) bats while migrating through Southwestern Alberta in late summer and autumn // *Am. Midland Naturalist*. 2010. Vol. 164. P. 230–237.
- Richardson J. S., Zhang Y., Marczak L. B. Resource subsidies across the land–freshwater interface and responses in recipient communities // *River Res. and Appl.* 2010. Vol. 26. P. 55–66.
- Rolauffs P., Hering D., Lohse S. Composition, invertebrate community and productivity of a beaver dam in comparison to other stream habitat types // *Hydrobiologia*. 2001. Vol. 459. P. 201–212.
- Rosenberg D. M., Wiens A. P., Bilyj B. Sampling emerging Chironomidae (Diptera) with submerged funnel traps

- in a new northern canadian reservoir, Southern Indian Lake, Manitoba // *Can. Journ. Fish. Aq. Sci.* 1980. Vol. 37. P. 927–936.
- Rozentsvet O. A., Saksonov S. V., Dembitsky V. M. Hydrocarbons, Fatty Acids, and Lipids of Freshwater Grasses of the Potamogetonaceae Family // *Biochemistry*. 2002. Vol. 67. P. 351–356.
- Rumpold B. A., Schluter O. K. Nutritional composition and safety aspects of edible insects // *Molec. Nutrition and Food Res.* 2013. Vol. 57. P. 802–823.
- Rundio D. E., Lindley S. T. Reciprocal fluxes of stream and riparian invertebrates in a coastal California basin with Mediterranean climate // *Ecol. Res.* 2012. Vol. 27. P. 539–550.
- Sabo J. L., Power M. E. River–watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey // *Ecology*. 2002. Vol. 83. P. 1860–1869.
- Sauvanet J., Bourdier G., Jouve L., Bec A., Desvillettes C. Feeding of pike larvae (*Esox lucius* L.) in an alluvial river backwater: fatty acid as markers of two organic matter flows // *Fundam. Appl. Limnol.* 2013. Vol. 183. P. 337–350.
- Scheibler E. E., Roig-Junent S. A., Claps M. C. Chironomid (Insecta: Diptera) assemblages along an Andean altitudinal gradient // *Aquat. Biol.* 2014. Vol. 20. P. 169–184.
- Stagliano D. M., Benke A. C., Anderson D. H. Emergence of aquatic insects from 2 habitats in a small wetland of the southeastern USA: temporal patterns of numbers and biomass // *J. North Amer. Benthol. Soc.* 1998. Vol. 17. P. 37–53.
- Stanley-Samuelson D. W., Jurenka R. A., Cripps C., Blomquist G. J., de Renobales M. Fatty acids in insects: composition, metabolism, and biological significance // *Arch. Insect Biochem. and Physiol.* 1988. Vol. 9. P. 1–33.
- Stenroth K., Polvi L. E., Faltstrom E., Jonsson M. Land-use effects on terrestrial consumers through changed size structure of aquatic insects // *Freshwater Biol.* 2015. Vol. 60. P. 136–149.
- Sushchik N. N., Comparison of fatty acid contents and composition in major lipid classes of larvae and adults of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from a steppe region // *Insect Sci.* 2013. Vol. 20. P. 585–600.
- Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Belevich O. E., Kolmakova A. A., Kalacheva G. S., Gladyshev M. I. The role of water bugs (Heteroptera) as a potential source of essential polyunsaturated fatty acids for terrestrial consumers in steppe and forest-steppe // *Dokl. Biochem. and Biophys.* 2014. Vol. 459. P. 194–198.
- Vander Zanden M. J., Gratton C. Blowin' in the wind: reciprocal airborne carbon fluxes between lakes and land // *Can. Journ. Fish. Aquat. Sci.* 2011. Vol. 68. P. 170–182.
- Wang S., Chu T., Huang D., Li B., Wu J. Incorporation of exotic *Spartina alterniflora* into diet of deposit-feeding snails in the Yangtze river estuary salt marsh: stable isotope and fatty acid analyses ecosystems // *Ecosystems*. 2014. Vol. 17. P. 567–577.
- Zinchenko T. D., Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Sushchik N. N., Kalachova G. S., Golovatyuk L. V. Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 722. P. 115–128.
- Zuev I. V., Dubovskaya O. P., Ivanova E. A., Glushchenko L. A., Shulepina S. P., Ageev A. V. Evaluation of the potential fish productivity of Lake Oiskoe (Ergaky Mountain Range, West Sayan) basing on food supply // *Contemp. Probl. Ecol.* 2012. Vol. 5, N 4. P. 470–479.

Fluxes of Biomass and Essential Polyunsaturated Fatty Acids from Water to Land Via Chironomid Eemergence from a Mountain Lake

E. V. BORISOVA¹, O. N. MAKHUTOVA², M. I. GLADYSHEV^{1,2}, N. N. SUSHCHIK^{1,2}

¹ Siberian Federal University
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79
E-mail: labehe@ibp.ru

² Institute of Biophysics, SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50

The taxonomic composition, seasonal dynamics, and emergence intensity of Chironomidae adults that emerged from mountain oligotrophic lake Oiskoe (the Western Sayan, Southern Siberia) were established. The value of annual emergence of chironomid adults averaged 0.42 g wet weight m² in the lake area and approached the value of potential emergence which was calculated based on the estimation of zoobenthos secondary production. For the first time, fatty acid composition and the contents of essential omega-3 polyunsaturated fatty acids (PUFA) were compared between the larvae and adult stages of chironomids. The PUFA content per wet weight unit in adults was more than 7-fold higher as compared to that in larvae. The PUFA flux per lake area unit resulting from the chironomid emergence accounted for 1.752 mg/m² · y, that is more than 10 times lower than the global estimation of export through the amphibiotic insect emergence. Calculations showed that the PUFA flux brought with the chironomid emergence per land unit of the studied mountain territory was very low as compared to that for other landscapes. However, the calculated flux per land unit within the first 15 m of the shoreline was much higher and similar to that in productive landscapes.

Key words: amphibiotic insect emergence, Chironomidae, mountain landscape, polyunsaturated fatty acids, biogenic fluxes from water to land.